De verwantschap der Tardigraden

DOOR

J. C. C. LOMAN.

(met twee figuren in den tekst)

Behalve de talrijke bewoners der hokken, kooien, perken, vijvers, aquaria en musea, wier naam en wier geschiedenis in den lijvigen inventaris der diergaarde zijn opgenomen (in zekeren zin het Register van den Burgerlijken Stand dezer dieren-tuinstad), — behalve al deze in leven en dood vereenigde officieele ingezetenen, worden de tuinen des Genootschaps bevolkt door zeker niet minder talrijke ongenoode gasten, die van de gunstige gelegenheid gebruik maken om zich onder of boven den grond te vestigen. Tot de bekendste dezer klaploopers behooren de ratten en muizen, de verschillende vogelsoorten met de luidruchtige, onbeschaamde musschen aan het hoofd, en het heirleger van alom aanwezige insecten. Maar bovendien zijn uit haast alle andere groepen van het dierenrijk vertegenwoordigers te vinden, al worden zij door de meeste wandelaars onopgemerkt voorbijgegaan. Ik denk hier aan de nuttige aardwormen, aan de pissebedden, de slakken, de duizendpooten, de spinnen en zoovele andere. En nemen wij eindelijk in dit overzicht ook zulke vormen op, die slechts met het mikroskoop duidelijk kunnen worden opgemerkt, dan wordt het aantal bewoners van „Artis" nog oneindig veel grooter.

Onder laatstgenoemde, met het bloote oog haast onzichtbare wezens, behooren de *Tardigràda*, die het onderwerp dezer bijdrage vormen. Ofschoon reeds lang bekend, weten wij toch pas sinds kort, dat sommige eene nagenoeg kosmopolitische verspreiding hebben en dat zij soms in talrijke exemplaren kunnen gevonden worden. Met zekerheid werden tot nog toe in de tuinen van het Genootschap slechts twee soorten aangetroffen: *Macrobiotus Hufelandii* S. Sch. en *Macrobiotus intermedius* Plate.

Waarschijnlijk dat een meer uitgebreid onderzoek in het vroege voorjaar ook de aanwezigheid van andere vormen aan het licht zal brengen, want in dat jaargetijde vindt men in den karakteristieken vorm der eieren voortreffelijke kenmerken tot onderscheiding der soorten.

Niet zoo heel lang geleden meende men, dat Tardigraden tot de zeldzame dieren behoorden; het aantal geschriften over bouw, ontwikkeling en levenswijze was gering. Eerst in de twintigste eeuw is dit veranderd en beseffen wij, dat, althans op sommige plaatsen, het aantal individuen groot kan zijn, en dat dieren uit deze groep overal op aarde voorkomen, waar mossen, korstmossen of andere zodevormende planten aanwezig zijn. En ofschoon men sedert langen tijd wist, dat zoowel in zoet als in zout water een enkele vorm leefde, pas in latere jaren zijn wel een half dozijn nieuwe soorten in de zee gevonden, waaronder met name *Tetrakentron synaptae* Cuénot genoemd mag worden, een merkwaardige commensaal op de mondtentakels van *Synapta inhaerens.*

Doch behalve de Systematiek werd ook de kennis der Anatomie, der Biologie en der Ontogenie, zij het ook op bescheidene wijze, uitgebreid, zoodat wij, althans wat de hoofdzaken aangaat, van de Natuurlijke Historie tamelijk wel op de hoogte zijn. En niettegen-

staande dat alles kunnen wij aan deze afwijkende diergroep nog altijd niet met zekerheid de haar toekomende plaats in het Systeem aanwijzen. Dit gaat zelfs zoover, dat de grondvorm, de Typus, waarin zij moet worden opgenomen, niet vaststaat. Geen afdeeling heeft zóó rondgezworven als die der Mosbeertjes; over geen afdeeling zijn de meeningen zóó verdeeld.

Aanvankelijk werden zij onder de *Acari* gerangschikt. Niemand minder dan de groote O. F. MÜLLER heeft dit reeds in 1785 gedaan, waar hij aan het door hem waargenomen diertje de diagnose geeft: „Acarus ursellus, corpore rugoso, pedicis conicis". En deze oorspronkelijke meening heeft tot op den huidigen dag aanhangers gevonden. MURRAY o. a. beschouwt het ontdekken van een ingekapselden toestand als een nieuw bewijs voor de verwantschap: „The recently discovered encystment of Tardigrada offers a close parallel to the process . . . in some of the mites . . . , and strengthens the belief in the affinity of the Tardigrada with the Acari".

Maar daarnaast heeft het niet aan andere opvattingen ontbroken van den meest verschillenden aard. Enkele dezer uitspraken zij het mij geoorloofd weer te geven, om den lezer den indruk bij te brengen van de hevige wisseling der meeningen, van de vage onzekerheid der argumenten en van de groote moeielijkheid om dezen systematischen „rebus" op te lossen.

DUTROCHET (1812) in de eerste plaats heeft slechts 6 in plaats van 8 pootjes waargenomen, omdat hij het laatste pootpaar voor een gevorkt staartaanhangsel hield: „La queue offre deux appendices bifurqués". Daarom plaatst hij het dier natuurlijk onder de insekten: „Les tardigrades que j'ai trouvés, ont tous les caractères de véritables insectes. Ils ont six pattes, composées chacune de trois articulations, et terminées par deux crochets". NITSCH echter (1820) meent, dat de *Arctiscon tardigradum* door v. PAULA SCHRANCK in 1804 beschreven, een jonge *Cyclops* moet geweest zijn, en gelooft, dat al deze dieren onder de Crustacea thuis behooren. Doch DE BLAINVILLE (1826), die het laatste paar pootjes weder niet gevonden heeft, denkelijk omdat het onder het lichaam verborgen was, en die de beweging der beide stiletten voor die van kaken (mandibules) aanzag, ontkent de schaaldiernatuur en komt tot de slotsom: „C'est, bien évidemment, une larve de Coléoptère". Na hem volgt C. A. S. SCHULTZE, die in 1834 eene latijnsche verhandeling in het licht gaf, waarin belangrijke ontdekkingen over den inwendigen bouw te vinden zijn. Hij geeft het door hem *Macrobiotus* genoemde dier eene plaats onder de isopode Crustaceen. Zijn beroemde tijdgenoot EHRENBERG valt hem hierin bij, nadat hij eveneens een dergelijk diertje had waargenomen. In een brief van den laatsten aan OTTO (1834), wordt eerst verteld, dat hij dit schepseltje met den naam van *Trionychicum ursinum* heeft aangeduid, omdat het *drie* klauwtjes aan elken poot bezit, en op een beertje gelijkt. Daarna deelt hij zijne waarnemingen mede over het eierleggen, en knoopt eindelijk eenige systematische beschouwingen er aan vast: „Das sonderbarste ist, dass es seine grossen Eyer in seine eigene Haut legt, die es dabei abstreift, sodass es einen einfachen, dicken Eyersack hinter sich herzieht (dem eines Cylops ähnlich), an welchem man ebenfalls 4 bis 6 oder 8 Füsse abgestreift mit den Krallen wieder erkennt. Die Jungen kriechen im Eyersack selbst aus und haben ebenfalls 8 Füsse, sind überhaupt den Alten ganz ähnlich. Die nächste Verwandtschaft hat dieses sonderbare, frey im Schlamme lebende Thier mit den Lernäen, in deren Nähe es wohl zu stellen seyn mag bis sich deutliche Zwischenglieder seiner wahren Gruppe gezeigt haben werden".

Prof. PERTY in Bern sluit zich hierbij aan. In hetzelfde jaar (1834), in hetzelfde tijdschrift (Isis) betoogt hij, dat men niet met een enkele, doch met meerdere soorten te doen heeft, hetgeen in dien tijd wel eens noodig was om vast te stellen. En op zijn beurt de familierelaties besprekende, eindigt hij aldus: „Was nun die verwandtschaftlichen Verhältnisse des *Arctiscon* und seine Stellung im zoologischen System betrifft, so zeigt es sich als eine höchst isolierte, aller nähern Berührungen mit andern ermangelnden Form von ganz eigenthümlichem Verhalten. Allerdings gehört es zu der Classe der Crustaceen, obwohl nur in jener weiten Ausdehnung, welche dieselbe durch die Aufnahme der Lernäen und Pennellinen erhalten hat." Hij vereenigt al deze dieren in eene familie, die der *Xenomorphidae*, en sluit met eenige opmerkingen van meer algemeenen aard: „Alle solche Mittel-

formen, wie *Arctiscon*, sind ausserordentlich lehrreich, weil sich in ihnen mehrere Typen vereinigt finden, während noch eigenthümliche Momente hinzutreten. Die Natur befindet sich aber gerade bey Hervorbringung solcher Gestalten — man möchte sagen — in einem gezwungenen Zustande; sie producierte sie daher nur in geringer Mannigfaltigkeit, um bald wieder zu einem reinen entschiedenen Typus überzugehen, in welcher sich die schaffende Kraft mit grösserer Harmonie und Freiheit bewegen konnte," .... enz.

Van de *Crustacea* verhuisden de Tardigraden reeds vier jaren later naar de *Vermes*. De *Rotatoria* toch waren tot dusverre steeds onder de *Infusoria* gerangschikt, maar het was Dujardin, die na uitvoerige studie van hun inwendig samenstel tot inzicht kwam, dat zij van veel hoogere orde moesten zijn. En toen hij omstreeks denzelfden tijd (1837) voor de eerste maal Tardigraden onder het mikroskoop kon onderzoeken, trof hem de overeenkomst tusschen hen en de Raderdiertjes. Beide bezitten een enkelvoudig darmkanaal, een kauwapparaat, dat uit kleine hoornige stukken bestaat, te vergelijken met de mondbewapening, die men bij sommige Anneliden aantreft, maar volstrekt niet op een lijn te stellen met de om den mond gerangschikte staafjes in den vorm eener fuik, zooals vele Infusoriën bezitten. Wijders kunnen zij zich beide sterk samentrekken binnen hunne harde huidbekleeding, en vermenigvuldigen zich door weinige groote eieren, nooit door deeling of door knopvorming, gelijk de Infusiediertjes. Voeg daarbij ten slotte de eigenaardigheid, om zelfs na geheele uitdroging niet te sterven, en het vermogen om daarna bij bevochtiging weer op te leven. Aldus kunnen wij gemakkelijk begrijpen, dat Dujardin de Rotatoria van de *Infusoria* verwijderde en ze met de *Tardigrada* tot de Klasse der Systolides vereenigde. Hierin werd hij door Doyère gevolgd, die zijn best deed deze opvatting nog te versterken.

Ruim een dozijn jaren later (1851) valt het onderzoek van den student Kaufmann uit Zürich, over de eerste ontwikkeling der Tardigraden. Hij nam onder gunstige omstandigheden het eierleggen en de klievingsverschijnselen waar, en zag hoe van een metamorphose geen sprake kan zijn, waar het jong reeds geheel de gedaante van het volwassen dier bezit. In zijn systematische beschouwingen geeft de schrijver de redenen, waarom zij geen verwantschap met de Rotatorien hebben kunnen. Daarentegen meent hij, dat zij onder de Spinachtigen thuis behooren, en betoogt dat zij den overgang vormen van de *Annulata* onder de *Vermes* tot de Pycnogoniden en de Acariden. Gedeeltelijk wordt dit denkbeeld overgenomen door Gegenbaur, die hen samen met de Pycnogoniden als *Pseudarachnae* onder de Arachniden wenscht geplaatst te zien. Haeckel echter zet hen weer veel dichter bij de Anneliden, terwijl volgens Plate (1889) deze diergroep behoort tot de allereenvoudigste gelede dieren, nog vóór de Onychophoren: „Die Bärtierchen sind die niedrigsten von allen bis jetzt bekannten luftathmenden Arthropoden und sind an die Spitze der Tracheaten, noch vor den Onychophoren, zu setzen."

Het is als of zijn, ook voor de anatomie zoo vruchtbaar onderzoek, anderen geprikkeld heeft, althans vanaf dezen tijd ondervinden de Tardigraden de belangstelling, die zij zoo lang hebben moeten missen. Een reeks van schoone onderzoekingen is tot op heden verschenen en heeft ons met merkwaardige nieuwe vormen bekend gemaakt, die ook op de systematische beschouwingen invloed oefenen. In 1891 opent v. Kennel ons een geheel nieuw gezichtspunt. Volgens hem zijn deze dieren Tracheatenlarven, die buitengewoon veranderd zijn en geslachtsrijp worden. „Arthropoden auf dem Larvenstadium, ohne Kopf, mit einem in der Segmentzahl reducirten Rumpf, der einige (secundäre) Fussstummel trägt". Reeds spoedig daarna (1895) volgt v. Erlanger, wien het gelukt is een buitengewoon groot aantal dezer diertjes („Tausende") onder gunstige omstandigheden waar te nemen, en die ons met de ontwikkelingsgeschiedenis beter bekend maakt. Zijn slotsom is, dat de Tardigraden „einen Platz am Grunde des Arthropodenstammes" moeten innemen.

In het laatst vervlogen decennium is de kennis der anatomie weer een stap verder gebracht. Aan Basse (1906) gelukt het namelijk de diertjes in te smelten en daarna te snijden. Hij eindigt zijne beschouwingen aldus: „Auch ich möchte mich nach meinen eignen Wahrnehmungen in ähnlicher Weise aussprechen und die Tardigraden als Formen ansehen, die an die unterste Wurzel des Arthropodenstammes zu stellen sind."

Zoo zijn wij met ons verslag tot aan den tegenwoordigen tijd genaderd, die ons een menigte verhandelingen brengt, waarin nieuwe geslachten en soorten beschreven worden uit ver uiteenliggende streken. Het kan intusschen hier niet de plaats wezen, om een overzicht van al deze vormen te geven, waar nieuwe gezichtspunten voor de systematiek niet geopend worden. Slechts onderzoekingen, die ons weer een anderen kijk op de feiten geven, mogen hier een plaats vinden. Als zoodanig komen de belangrijke beschouwingen van RICHTERS in de eerste plaats in aanmerking. Aan dezen verdienstelijken, onvermoeiden werker danken wij de kennismaking met nieuwe, vreemde geslachten uit het zeewater. En daarbij heeft hij weer andere systematische factoren in het vuur gebracht, die op onze besluiten van invloed kunnen zijn. „Mit Auffindung jeder neuen marinen Gattung wächst die Wahrscheinlichkeit, dass die Tardigraden nicht von luftatmenden Arthropoden, sondern von marinen Ahnen abstammen". RICHTERS houdt de klauwtjes der Tardigraden voor gemodificeerde Annelidenborstels, en daarmee gelooft hij ook het zoo verschillend aantal (van 1 tot 9) te kunnen verklaren. Tevens wijst hij erop, dat soortgelijke cirren als bij Tardigraden eveneens onder de Anneliden niet ongewoon zijn. En nadat hij nog het strottenhoofd met dat der Nematoden heeft vergeleken, vernemen wij als systematisch eindresultaat: „Auf alle Fälle, meine ich, haben wir volle Veranlassung, die Tardigraden nicht mehr zu den Arthropoden zu zählen, sondern sie, unter Anerkennung gewisser Anklänge an die Nematoden, die als Reminiszenzen an gemeinsame Stammformen gelten dürfen, als nächste Verwandte der Anneliden aufzufassen".

Om tot een juiste beoordeeling te geraken van de naaste verwanten eener groep, moet men zoowel van de Anatomie als van de ontwikkeling goed op de hoogte zijn.

Wat de kennis van den inwendigen bouw betreft mogen wij tevreden zijn. Reeds de eerste arbeid van DOYÈRE (1840) staat op een hoog peil, en pas in latere jaren zijn enkele minder juiste waarnemingen uit zijn tijd verbeterd. PLATE (1889) leert ons, dat er mannetjes en wijfjes bestaan, en dat Tardigraden dus geen tweeslachtige dieren zijn, zooals men tot dusverre gemeend had. En BASSE (1905) en HENNEKE (1911) hebben het ontbrekende aangevuld en met behulp van een zeer ontwikkelde techniek van kleuren en snijden geven zij alles wat men ook op histologisch gebied verlangen kan.

Wat ontwikkeling en levensgeschiedenis aangaat staan wij er niet zoo goed voor. Wel kent men de grootte der eieren, wel heeft men de totale klieving tot aan het morula-stadium waargenomen, wel weten wij ten slotte, dat van een metamorphose niets te zien is, en dat de, uit het ei gekropen jongen reeds volmaakt op hunne ouders gelijken, maar de ontwikkeling der vier pootparen en die van de inwendige deelen is niet voldoende bekend, en dit is aanleiding voor verschillende opvattingen, die aan juiste verklaring groote behoefte hebben.

Uit de biologie dezer groep werden enkele merkwaardige feiten beschreven, die ons naar veel meer doen verlangen, omdat de verklaring achterwege moest blijven. Zoo is men het nog niet eens over den aard van het voedsel der Tardigraden. Want terwijl de eene onderzoeker hen voor zachtzinnige wezens houdt, die met de mikroskopische tandjes cellen aanboren van het mossig substratum, en zij volgens deze opvatting zich met plantensappen den darm vullen, houdt de andere hen voor roofdieren, die zich met Rotiferen voeden en zelfs kleine Nematoden aanvallen en uitzuigen.

In de volgende regelen wensch ik alles wat wij van de Tardigraden weten aan de gegevens te toetsen, die wij over Wormen en Gelede Dieren bezitten, ten einde aldus een grondslag voor verdere vergelijkingen te verkrijgen.

Vangen wij bij het integument aan. Een zeer eenvoudige matrix, eene hypodermis, die uit een enkele laag van groote rechthoekige cellen bestaat, scheidt aan de buitenoppervlakte de chitineuse cuticula af. Overal vindt men ringen of anders gevormde hoekige stukken, waarin de huid verdeeld is, maar waarbij tevens geen sprake schijnt van eenig verband met inwendige segmentatie. En ofschoon aan de pootstompjes dunnere en dikkere plekken in de chitine aan te wijzen zijn, toch mag men niet van normale geledingen spreken. De klauwtjes

aan het uiteinde der pooten wijzen op overeenkomstig gevormde lichaamsdeelen der Arthropoden. Maar de tien jaar geleden ontdekte *Batillipes mirus* Richters, die 20 M. diep, in het zeeslik leeft, bezit geheel anders gewapende pootjes. Vijf chitineuse staafjes, die aan het uiteinde tot een vierkant plaatje verbreed zijn bevinden zich op de plaats waar bij andere soorten de haakvormige klauwtjes bevestigd zijn, RICHTERS heeft deze zonderlinge klauwtjes (Textfig. A) opgevat als vervormde annelidenborstels, want het is bekend, dat onder de Polychaeten eveneens dergelijke borstels met verbreed uiteinde voorkomen. Voor deze onderstelling valt inderdaad iets te zeggen, te meer waar het aantal klauwtjes onder de Tardigraden zoo uiteenloopt, ja aan de pootjes van hetzelfde individu niet steeds gelijk is. Ook valt het niet te ontkennen, dat het uiterlijk van Anneliden-larven (*Nectochaeta*-larven b. v.) aan dat van Tardigraden herinnert.

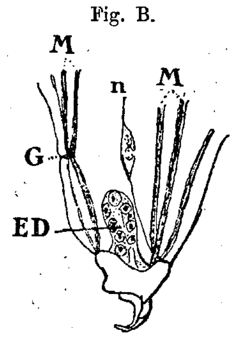
Fig. A.



Klauwtje van *Batillipes mirus*. (naar RICHTERS)

In de tweede plaats moeten wij onze aandacht eenige oogenblikken bij het spierstelsel dezer dieren bepalen. Reeds DOYÈRE gaf een goed overzicht van het geheel, maar PLATE en vooral BASSE en LANCE schilderen ons meerdere bijzonderheden met groote nauwkeurigheid. Zoowel ventraal als dorsaal loopen twee dikkere bundels in de lengte evenwijdig, die zich op vier achtereenvolgende plaatsen aan de chitinebekleeding vasthechten, geheel volgens den segmentalen bouw, waarop ook het zenuwstelsel en de extremiteiten wijzen. Een huidspierlaag als bij Wormen zoeken wij te vergeefs. Maar op regelmatige, metamere wijze loopen de enkelvoudige dorsi-ventrale spiervezels samen met andere, die de pootjes doen bewegen. Terwijl het laatste pootpaar slechts spiervezels ontvangt, die naast de klauwtjes ingeplant zijn, valt bij de voorste drie pootparen, naar BASSE vond, een verschil op te merken. Nevenstaande teekening (Fig. B) moge dit duidelijk maken. In plaats van terstond tot aan de klauwtjes door te loopen hechten zich de achterste spiervezels *M* halverwege den poot aan het chitine vast en vormen hier een gewricht *G*. Van datzelfde punt zet dan een dikke spiervezel haar weg voort tot naast het pootkliertje *ED*. Samentrekking er van doet de klauwtjes bewegen. Deze inrichting, waardoor buiging der pootstompjes eenigszins mogelijk wordt, kan moeilijk anders worden opgevat dan als een zeer eenvoudig gewricht, zooals men bij *Vermes* nimmer aantreft. Het is dus niet geheel juist als men aan de Tardigraden parapodiën, als bij de Wormen, toekent; een allereerst begin van geledingen is aanwezig.

Fig. B.



Uiteinde van een poot van *Macrobiotus*. *M.* spier; *n.* zenuw; *G.* gewricht; *E D.* pootkliertje. (naar BASSE)

Zenuwen- en zintuigen vragen thans een bespreking. Hier treft ons de segmentale bouw onmiddellijk. Een slokdarmring, die de hersenen met het daaronder liggende onderslokdarmganglion verbindt. Daarachter een reeks van vier paar buikgangliën, door longitudinale zenuwen verbonden. Van zintuigen moeten vermeld worden de beide oogen, die sommige soorten (lang niet alle) bezitten. VON ERLANGER is, geloof ik, de eenigste, die een lens heeft waargenomen; anderen beschrijven oogvlekken van veel eenvoudiger bouw. Belangrijk komt mij voor het vinden van een verbinding tusschen de hersenen en de voelerstompjes, die naast of boven den mond zijn waargenomen. Dat wij hier met eenvoudige zintuigen te doen hebben schijnt wel zeker. Maar het gaat niet aan hen te vergelijken met sprieten of antennen van Chaetopoden of Arthropoden, omdat immers daar een kop met meerdere segmenten bestaat, en van zulk een gesegmenteerde kop bij Tardigraden geen sporen zijn aan te toonen. Veeleer is er grond om de symmetrisch geplaatste cirren, die men bij marine geslachten (*Batillipes, Halechinus*) aan den kop vindt en die zonder twijfel ook als tast- of reukorganen dienst doen, met deze zintuigstompjes in nader verband te brengen.

De spijsverteringswerktuigen der Tardigraden bestaan, na de nauwe mondopening, uit een sterk gespierden pharynx, een engen slokdarm, die zich tot een langwerpigen, zakvormigen middendarm verwijdt en een korten einddarm. Twee groote speekselklieren, drie met den middendarm verbonden kliertjes, maar vooral twee langwerpige, buisvormige organen, die aan weerszijden, bij den overgang in den endeldarm, uitmonden, werden door alle onderzoekers beschreven. Het zijn de laatstgenoemde uitscheidingswerktuigen, die steeds met Malpighische

buizen vergeleken worden, en die een belangrijke factor zijn om de Arthropoden-verwantschap in het licht te stellen. Overigens veroorzaken de beide lange tandjes, die, naast den pharynx gelegen, in de mondholte kunnen gestooten worden, ons bij het zoeken naar analogiën, grooten last, omdat soortgelijke organen noch bij Wormen noch bij Arthropoden te vinden zijn. Want de stiletten bij Nemertinen of bij *Argulus,* en de kauwwerktuigen van *Rotatoria* en *Chaetognatha* (om maar enkele te noemen) zijn van geheel verschillenden aard en mogen niet ter vergelijking gebruikt worden. De Tardigraden blijken hoe langer hoe meer een geisoleerde plaats in te nemen. En wat ademhalingsorganen en vaatstelsel aangaat verkeeren zij ook op lagen trap van ontwikkeling. Tracheen of kieuwen zijn niet aanwezig en een hart met bloedvaten ontbreekt eveneens. De kleinheid der diertjes brengt mee, dat de haemolymphe de inwendige deelen aan alle zijden gemakkelijk kan omspoelen en dat ademhaling door de huid voldoende is om in de behoefte aan zuurstof te voorzien. Dit alles zijn eigenschappen, die zij trouwens met andere diergroepen gemeen hebben, welke zich eveneens door geringe lichaamsgrootte onderscheiden, *Rotatoria* bijvoorbeeld.

En nu ten slotte de generatieorganen en de ontwikkeling. Ook hier hebben wij met moeilijkheden te kampen bij het vergelijken, omdat de geslachtsklier enkelvoudig en dorsaal van den darm gelegen is. De testis mondt door twee uitvoerbuizen aan weerszijden van den darm uit (Henneke), en ook het ovarium is op soortgelijke wijze gebouwd, ofschoon een der oviducten niet tot ontwikkeling komt (Basse). Alleen deze wetenschap laat de mogelijkheid open van twee oorspronkelijke geslachtsklieren, die tot een onpaar mediaan orgaan vergroeid zijn. En dan zou vergelijking met de generatieorganen der Arthropoden mogelijk worden. Van het grootste belang blijft daarom een nauwkeuriger kennis der Ontwikkelingsgeschiedenis. Want ofschoon von Erlanger wel uitvoerige mededeelingen doet, dragen deze zoozeer den stempel van den tijd waarin zij geschreven werden, dat een bevestiging ervan van andere zijde gewenscht is, alvorens de vermelde feiten als argumenten kunnen gebruikt worden ten dienste van systematische beschouwingen. Twee punten zijn er in zijn onderzoek, die vooral belangrijk zijn. Ten eerste, dat het achterste pootpaar vroeger dan de drie voorste wordt aangelegd; en ten tweede, dat achter den anus een klein segment groeit, dat spoedig weer verdwijnt, en dat misschien, zoo oordeelt de schrijver, als een rudimentair postabdomen mag worden beschouwd. Ook vermeldt hij het ontstaan der gonade als dorsale onpare uitstulping van den middendarm.

Vatten wij alles te zamen wat de feiten ons tot nu toe hebben aangebracht, dan noem ik als punten van gewicht de volgende:

1. De eigenaardige, gemetamorphoseerde borstelvormige klauwtjes, die dus op verwantschap met de Anneliden zouden wijzen.

2. Het bezit van eenvoudige parige uitgroeiingen (Malpighische buizen) aan den einddarm, een kenmerk dus van alle echte Tracheaten. Maar als von Erlanger blijkt goed te hebben waargenomen, dan zijn deze deelen uitbottingen van den middendarm, en kan de vergelijking dus niet juist wezen.

3. Het allereenvoudigste gewricht aan de pootstompjes, dat nadere overeenstemming met Arthropoden aangeeft.

4. Het zenuwstelsel, dat als bij Arthropoden is samengesteld, hoewel het op zich zelf geen hinderpaal kan wezen voor nadere verwantschap met hoogere Wormen, en dat toch op niets anders wijst dan op den oorspronkelijk metameren bouw van het Tardigradenlichaam.

5. De vier paar pooten, waarvan de eerste drie bijeen behooren, terwijl het laatste paar, door zijn ligging aan het achtereinde van het lichaam naast den anus, aanleiding is geweest voor nadere vergelijking met de „naschuivers" der insectenlarven.

6. De totale en nagenoeg aequale klieving van het ei, en het volmaakt ontbreken eener metamorphose.

Uit den ontwikkelingsgang, die onder het laatste nummer is genoemd, blijkt, dat de Tardigraden zich volstrekt niet laten rangschikken onder de Arthropoden, maar tevens, dat ook vergelijking met de Anneliden op bezwaren stuit, wegens het gemis van eenigen larvevorm. Alleen

bij nog lagere wormgroepen ware dan aansluiting te zoeken. Er zijn zoölogen, die deze zelfde bezwaren gevoeld hebben, ofschoon, naar het mij voorkomt, zonder er voldoende rekening mee te houden. Zoo noemt BÜTSCHLI de Tardigraden de eenvoudigste Arthropoden, „welche dem einfachsten uns durch die Entwicklungsgeschichte bekannt gewordenen Arthropodenzustand, der Naupliusform, am nächsten stehen". Daarmee zijn wij plotseling weer onder de Crustaceen verzeild geraakt, die, zoo dachten wij, als verwanten wel voor goed afgedaan hadden. Eerder kunnen wij ons neerleggen bij de opvatting van VON ERLANGER. Volgens hem zijn de Tardigraden primitieve Arthropoden, doch geen gedegenereerde Tracheaten, zooals VON KENNEL wil. Zij zijn van waterdieren af te leiden, zuiver terrester zijn zij immers nooit. Dus behooren zij in de buurt van Nematoden en Raderdiertjes. Maar zij vormen volstrekt niet een stamvorm der Tracheaten, wel een van den wortel afgescheiden tak, die zich zeer eenzijdig ontwikkeld heeft en daarbij primitieve eigenschappen behield.

Zag VON ERLANGER dus in onze dieren primitieve Arthropoden, maar dan toch altijd nog Arthropoden, wij moeten, dunkt mij, nog lager aan den stam zoeken.

Daar waar Anneliden met lagere Wormen samenhangen, daar waar wij dus den oorsprong aller gelede dieren moeten vinden, voor het oogenblik daarlatende, hoe deze metamerie zich ontwikkeld heeft, daar reeds zullen wij het begin onzer kleine groep aantreffen. Reeds vroeg van de zich in andere richting ontwikkelende Annulata afgetwijgd, hebben de *Tardigrada* een eenzamen ontwikkelingsgang afgelegd, evenwijdig aan die der Tracheaten. Zij staan dus als afzonderlijke klasse naast hunne verwanten, waarmee zij analoge vormingen gemeen hebben, nochthans zonder dat wij hen als rechtstreeksche voorouders der Arthropoden mogen beschouwen.

TITELS DER AANGEHAALDE GESCHRIFTEN

Basse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. *80*, 1905—6, p. 259.

de Blainville, Ann. des Sc. nat., *11*, 1826, p. 105.

Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. *26*, 1876, p. 39.

Cuénot, Commensaux et parasites des Echinodermes, in: Revue Biol. du Nord d. l. France, *5*, 1892—93, p. 16.

Doyère, Mémoire sur les tardigrades, in: Ann. Sc. nat. (2), *17*, 1842, p. 193.

Dujardin, Ann. Sc. nat. (2), *10*, 1838, p. 181; en: Ann. Sc. nat. (3), *15*, 1851, p. 161.

Dutrochet, Ann. Mus. d'Hist. nat., *19*, 1812, p. 381.

Ehrenberg, Isis von Oken, 1834, p. 710.

v. Erlanger, Beiträge zur Morphologie der Tardigraden I, in: Morphol. Jahrb., *22*, 1895, p. 491.

Henneke, Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., *97*, 1910—11, p. 721.

Kaufmann, Ueber die Entwickelung und systematische Stellung der Tardigraden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., *3*, 1851, p. 220.

v. Kennel, Die Verwandtschaftsbeziehungen und die Abstammung der Tardigraden, in: Sitz.ber. Naturf. Ges. Dorpat, 1891, p. 504.

Lance, Contribution à l'étude anatomique et biologique des Tardigrades, 1896, Thèse.

Müller, Archiv der Insectengeschichte, 6. Heft, 1785, p. 25.

Murray, Water-bears, in: Journ. Quekett Mi. Club, (2), *10*, 1907, p. 61.

Nitzsch, Allgem. Encycl. von Ersch und Gruber, *5*, 1820, p. 166.

Perty, Einige Bemerkungen über die Familie Xenomorphidae Pty, in: Isis, 1834, p. 1241.

Plate, Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden, in: Zool. Jahrb. Anat. Ont. *3*, 1889, p. 487.

Richters, Tardigraden-Studien, in: Ber. Senckenberg Nat. Ges. Frankfurt, 1909, p. 28.

C. A. S. Schultze, Ueber Macrobiotus Hufelandii, in: Isis, 1834, p. 708.